Untersuchungen

zur

Entwicklung der bleibenden Niere.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

in der

gesammten Medizin

vorgelegt der

hohen medizinischen Fakultät

der

k. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

unter dem Präsidium des

Herrn Professor Dr. C. Kupffer

von

Karl Riede.

München, 1887.

Kgl. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn.

Untersuchungen

zur

Entwicklung der bleibenden Niere.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

in der

gesammten Medizin

vorgelegt der

hohen medizinischen Fakultät

der

k. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

unter dem Präsidium des

Herrn Professor Dr. C. Kupffer

von

Karl Riede.

München, 1887.

Kgl. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn.

I.

Einleitung und Uebersicht der Vorarbeiten.

Soweit bekannt, erscheint im embryonalen Leben der Amnioten das Harnsystem in drei verschiedenen Formen. Die älteste derselben stellt die Vorniere (Pronephros) dar, welche jedoch auf einer unvollkommenen Stufe der Entwicklung stehen bleibt und nach kurzer Zeit ihres Bestandes als solche wieder verschwindet. Mit der Rückbildung dieses rudimentären Gebildes entwickeln sich die viel mächtigeren Urnieren oder die Wolffschen Körper (Mesonephros). Von ihnen entstehen zuerst die Ausführungsgänge, deren Ursprung noch zweifelhaft ist; zunächst als solide Zellstränge zwischen Ektoblast und Mesoblast erscheinend, erhalten dieselben bald ein Lumen und senken sich mit ihrem caudalen Ende in die Kloake ein. Getrennt von diesen Ausführungsgängen differenzieren sich aus dem Urnierenblastem des Mesoblast die Urnierenbläschen, welche anfangs von mehr runder Gestalt bald eine mehr platte Form annehmen und sich vom Ductus Wolffii bis zur Aorta hin erstrecken. Ihre Zellen verschmelzen bald mit der medialen Wand des ersteren und es entsteht so ein nach abwärts gebogener, kurzer Verbindungskanal mit feinem Lumen. Durch Wachstum in

die Länge, Schlängelung und Windung dieser Anlagen kommt es zur Bildung der Urnieren-Kanälchen, während das vorher relativ grosse Urnierenbläschen nur das Epithel des Malpighischen Körperchens liefert. Der Gefässknäuel des letzteren bildet sich aus indifferenten Zellen des Urnierenblastems. Durch Bildung immer neuer Elemente aus dem Mesoblast erlangt die Urniere auch Oken'scher Körper genannt, endlich in der 6.—7. Woche des menschlichen Embryonallebens ihre höchste Stufe der Entwicklung. Die Struktur des ausgebildeten Organs ist der der bleibenden Niere ziemlich ähnlich. Beide besitzen auf gleiche Art entwickelte und zusammengesetzte Malpighische Körperchen, gewundene Kanälchen, engere Sammelröhren und einen als Ausflusskanal funktionierenden Hauptgang; jedoch sind Analoga der Henleschen Schleifen und der Schaltstücke des Metanephros in der Urniere nicht nachgewiesen. Makroskopisch ist das Mesonephros ein stark konvexer, keulenförmiger Körper, an der hintern Bauchwand beiderseits neben der Gekrösewurzel gelegen und mit ersterer durch lockeres Bindegewebe verbunden. Auf dieser hohen Stufe der Entwicklung beharrt das Organ jedoch nicht lange. Die indessen neugebildeten bleibenden Nieren übernehmen allmälig die Harnabsonderung und damit Hand in Hand geht die Rückbildung der Urniere vor sich. Ein grosser Teil des Organs verödet ganz und der bleibende Teil tritt in den Dienst des Geschlechtsapparates, wo er die Funktion der Samenabführung übernimmt. Diese regressive Metamorphose vollzieht sich sehr rasch; ihr Beginn fällt beim Menschen in die 7.—8. Woche und schon in der 15.—16. Woche findet man den bleibenden ähnliche Verhältnisse. Die Urniere ist als solche ganz verschwunden und die bleibende Niere gelangt zu immer grösserer Entwicklung. Wie sich nun diese von ihren ersten Anfängen an vollzieht, darüber haben uns erst die beiden letzten Jahrzehnte Aufschluss gebracht.

Rathke,[1]) der sich zuerst mit der Entwicklung der bleibenden Niere beschäftigte, berichtet darüber folgendermassen. Bei allen Wirbeltieren, die mit falschen Nieren versehen sind, keimen die wahren Nieren aus der obersten Seite derselben ungefähr gleichzeitig mit den innern Zeugungsorganen hervor. „Beim Hühnchen erscheinen sie am sechsten Tage der Bebrütung als zwei dünne, weissliche, sulzige Streifen an der Oberfläche der falschen Nieren, und zwar von gleicher Länge mit diesen, aber nicht so breit, sondern nur die innere Hälfte ihrer obern Fläche einnehmend. Unter den Säugetieren sah ich sie in ihrem frühesten Zustande bei einem nur acht Linien langen Pferdeembryo, an der obern und äussern Seite der falschen Nieren, mit den hintern zwei Dritteln derselben innig verwachsen, vorne mässig dick und stumpf abgerundet, hinten keulenförmig dünner werdend. Beim Menschen findet man sie um die siebente Woche.“ „Bei dem erwähnten Pferdeembryo bestand die Niere allenthalben aus formlosem Stoffe ohne eine Spur von Harngefässen. Nach Untersuchungen an Schweins- und Schafsembryonen krümmen sie sich, indem sich ihre äussere Seite mehr als ihre innere verlängert, bohnenförmig zusammen; die Harngefässe sind anfänglich wahrscheinlich gerade gestreckt und stellen einige wenige Büschel dar, die am innern Rande der Nieren ihre Sammelpunkte finden und in den Harnleiter übergehen, übrigens sich strahlig in die Nieren verbreiten und an deren Peripherie mit einer Menge kleiner Auftreibungen gleich den Enden der Luftgefässe in den Lungen endigen. Während sie sich verlängern, der Umfang der Nieren aber nicht ebenmässig zunimmt, schlängeln und winden sie sich, wobei zugleich der sie zusammenhaltende Schleimstoff etwas abnimmt. Geraume Zeit hindurch haben diese Gefässe eine beträchtliche Weite, allmälig aber werden

[1]) Burdach's Physiologie Tom. II pag. 569 etc. Leipzig 1828.

sie im Verhältnis zur Grösse der Niere enger, besonders in ihren nach Aussen gekehrten Hälften, indes die dicker gebliebenen Hälften sich wieder zu strecken suchen. Die Gefässe werden immer zahlreicher. Die gerade sich streckenden Teile eines Büschels rücken dicht aneinander, um Ferreins Pyramiden zu bilden.“

„Beim menschlichen Embryo sind die Nieren in der neunten Woche schmal, länglich, gerade und bestehen aus kleinen Klümpchen, die sich allmählich vereinen, so dass in der zehnten Woche ungefähr acht äussere Läppchen bemerkt werden; allmählich krümmen sich die Nieren und werden durch Vermehrnng der Läppchen an ihrer Oberfläche höckerig, doch lassen sich im zehnten Monate noch ungefähr fünfzehn derselben unterscheiden.“

„Bei den Säugetieren entwickelt sich der Harnleiter ebenfalls sehr früh durch Umwandlung des hintern Endes der Niere und ist anfangs weit, kurz und gleichförmig cylindrisch; wie die Büschel der Harngefässe an Grösse und Dicke zunehmen, treten sie mit ihren Enden warzenförmig in den Harnleiter hervor, so dass sich nun erst das Nierenbecken mit seinen Kelchen bildet. — Bei menschlichen Missgeburten findet man bisweilen die Harnleiter unten geschlossen und die Harnblase nicht erreichend, was darauf hindeutet, dass Harnblase und Harnleiter verschiedenen Ursprungs sind, teils darauf, dass letztere in erstere einwachsen.“

Joh. Müller[1]) kam in seinen Untersuchungen zu demselben Resultate und schloss aus Beobachtungen an verschiedenen Embryonen, insbesondere an solchen vom Delphin, dass die Cortikalsubstanz erst allmälig entstehe und zwar in dem Teile der Niere, in dem die Büschel der urinführenden Kanäle sich winden.

---

[1]) De glandular. secern. struct. penit. pag. 94 Leipzig 1830.

Einige Jahre später trat Rathke[1]) mit einer neuen Arbeit über die „Entwicklungsgeschichte der Nieren der Wiederkäuer“ hervor, der folgendes entnommen ist. „Die Niere der Säugetiere bildet sich fern von dem Organe, mit dem sie späterhin durch ihren Harnleiter im Zusammenhange steht, und befindet sich anfänglich ausser aller Verbindung mit ihm.“ Der Harnleiter bildet sich wahrscheinlich von der Niere aus und wächst von ihr allmählich der Harnblase entgegen. Denn für eine solche Bildungsweise spreche der Umstand, „dass dieser Kanal schon bald nach seinem Auftreten vorn am dicksten ist, je weiter nach hinten, um so dünner erscheint.“ Die Niere bestehe zum grösseren Teile aus kegelförmigen Körperchen, die in ihrer äussern Hälfte immer mehr anschwellen, während sich an ihrer innern die Dicke nur wenig ändert, so dass ein jedes nach einiger Zeit eine fast kolbenförmige Gestalt erlange. Die Folge dieser Umänderung sei, dass der äussere Rand der Niere eine viel bedeutendere Länge gewinne als der innere und dadurch das Ganze genötigt sei, sich mehr und mehr zusammen zu krümmen. „Wenn nun die Niere sich immer mehr zusammenkrümmt, und dadurch einen tieferen Hilus bekommt, schwillt diejenige Hälfte des Harnleiters, welche am innern Rande der Niere verläuft sowohl absolut, als auch im Verhältnis zu der anderen Hälfte dieses Kanals immer stärker an und bildet frühe schon das sogenannte Nierenbecken“. „Offenbar ist das Nierenbecken in früherer Zeit im Verhältnisse zum Umfange der Niere sehr viel grösser als späterhin.“ In Bezug auf die oben erwähnten keulenförmigen Gebilde sagt Rathke weiter: „in kurzer Zeit vermehrt sich die Zahl der beschriebenen Harngefässe bedeutend und je älter der Embryo wird, desto mehr nimmt ihre Zahl zu. Die nachentstehenden aber bilden sich, wie man schliessen

[1]) Abhandlgg. zur Bild. u. Entw.-Gesch. des Menschen u. d. Tiere, II. Teil, IV. Abhandlg. Leipzig 1833 pag. 95.

muss, nicht blos neben den schon vorhandenen, sondern auch zwischen ihnen.“ Auch ihre Form ändert sich, sie dehnen sich in die Länge, werden dabei allenthalben gleich weit und schlängeln und winden sich in der Folge. „Nach und nach bildet sich darauf in der Niere, während dies ganze Organ bedeutend an Umfang gewinnt, immer deutlicher eine doppelte Substanz aus, nämlich eine Rinden- und eine aus Malpighischen Pyramiden bestehende Marksubstanz, anstatt, dass früher nur eine Substanz, nämlich nur Rindensubstanz vorkam, und es gewinnt die Marksubstanz im Vergleiche zu der andern einen immer grösseren Umfang. — Die aus geraden und divergierenden Kanälen bestehende Marksubstanz besteht übrigens, wie es scheint, aus später entstandenen Teilen der einzelnen Stämme der Harngefässe.“

Valentin[1]) ist der Ansicht, dass die Nieren ursprünglich wahrscheinlich dem serösen Blatte angehören und tritt einer Aeusserung Rolando's (Journ. de Compl. XVI, S. 53) entgegen, derzufolge der Ureter als eine Ausstülpung der Kloake entstehe; denn derselbe sei vor Bildung der Harngefässe überhaupt nicht vorhanden. Er glaubt vielmehr, „dass, sowie die Nieren ursprünglich als eine Ablagerung von Bildungsstoff an der innern Fläche der Bauchwandungen hervorkeimen, so auch eine gleiche fadenförmige Bildung entsteht, welche sich später aushöhlt.“ Das System der Harngefässe entsteht nach Valentin unabhängig und getrennt von der Höhlung des Ureter, ebenso unabhängig entstehe das Nierenbecken. Der Gegensatz zwischen Cortikal- und Medullarsubstanz entsteht durch Aufknäuelung der Harnkanälchen in den peripheren Teilen der Niere.

Remak[2]) lässt das System der bleibenden Niere von der

[1]) Handb. der Entw.-Geschichte des Menschen, pag. 411, Berlin 1835.

[2]) Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere Berlin 1851. 2. Lieferung pag. 121.

Kloake aus entstehen. Er schildert den Vorgang beim Hühnchen folgendermassen: „Am sechsten Brüttage zeigen sich hinter der Kloake neben und nach innen von den Ausführungsgängen der Urnieren zwei zapfenförmige Körper in dem Blasteme der Beckenwand eingebettet. Man unterscheidet an ihnen eine in die Faserschicht der Darmwand übergehende Rinde und einen durch ein blind endigendes Epithelialrohr gebildeten hellen Axenteil, der mit dem die Kloake auskleidenden Drüsenblatte zusammenhängt. Diese Körper sind die Anlagen der Nieren, die demnach in Bezug auf Entstehung und Zusammensetzung mit den Anlagen der Lungen, des Pankreas und der Speicheldrüsen im Wesentlichen übereinkommen." Der Gegensatz zwischen Rinden- und Marksubstanz ist dadurch gegeben, dass die Endäste der Harnkanälchen sich rasch verlängern und eine geschlängelte Lage einnehmen. Die Malpighischen Gefässknäuel kommen, wie es scheint, bei den Säugetieren ganz unabhängig von den Epithelialröhrchen zur Ausbildung. „So viel ist mindestens sicher, dass die letzteren die Gefässknäuel umwachsen. In der Regel wird diese Umwachsung durch das blinde Ende des Röhrchens bewerkstelligt. Indem das letztere auf einen Gefässknäuel trifft, bildet es eine napfförmige eingestülpte Erweiterung, durch welche der Knäuel bis zur Eintrittsstelle seiner Blutgefässtämmchen allmälig umfasst wird."

Koelliker[1]) vertritt eine von den bis jetzt erwähnten Autoren ganz verschiedene Anschauung. Nach ihm enthalten die eben angelegten Nieren „bei Säugetieren anfangs nichts als das Nierenbecken und eine gewisse Zahl mit denselben zusammenhängender, kolbenförmiger Höhlen, die Nierenkelche. Von jedem dieser letzteren aus bilden sich dann durch fortgesetzte Sprossenbildung Büschel von Harnkanälchen, von welchen Büscheln schliesslich jeder zu einer Mal-

[1]) Mikroskopische Anatomie II. 2 pag. 368.

pighischen Pyramide und der dazu gehörigen Cortikalsubstanz sich umbildet, während zugleich eine entsprechende Zahl von grossen Lappen auswächst. Die Harnkanälchen sind anfänglich solid, nur aus Zellen zusammengesetzt, gerade und ohne Membrana propria. Im Laufe der Entwicklung entsteht die letztere wahrscheinlich aus einem von den Zellen ausgeschiedenen Plasma und bildet sich die Höhlung der Kanälchen aus, indem vermutlich eine Flüssigkeit zwischen den Zellen sich ansammelt; zugleich beginnen die Kanälchen rasch in die Länge zu wachsen und sich zu winden. Die Malpighischen Körperchen sind ursprünglich nichts als solide, kolbig verdickte Enden der Anlagen der Harnkanälchen. Später werden die innern Zellen dieser birnförmigen oder rundlichen Körper zu Capillaren, die an zwei Orten mit den äusseren Gefässen zusammenhängen, die äussersten zu einem Epithel, das mit dem der Harnkanälchen sich verbindet und wie dieses mit einer Membrana propria sich umgibt, die natürlich, wo die Gefässe zu und abtreten, fehlt, und daher wie durchbohrt wird."

Schweigger-Seidel[1]) erklärt das Wachstum der Niere durch Neubildung an den vom Hilus abgewendeten Schichten der einzelnen Renculi. Die Längenzunahme der offenen Kanälchen sei durch Verdickung des innern Zellenlagers der Wand derselben bedingt, ebenso die Verbreiterung ihrer Enden. Die Henle'schen Schleifen schieben sich von oben her zwischen die ausführenden Kanäle ein und zwar scheint ein aktives Vorwärtsstreben und nicht blos ein passives Gestrecktwerden vorzuliegen." Die Rindensubstanz wachse zunächst durch Apposition und weiterhin durch Ausdehnung der gebildeten Drüsenkanälchen; die Marksubstanz entstehe später „durch Streckung der Sammelröhren und der zwischen ihnen liegenden Schleifen in das Nierenbecken hinein."

[1]) Die Nieren des Menschen und der Säugetiere in ihrem feineren Baue. Halle 1865, pag. 53.

„Nach der Geburt beruhe sicherlich das ganze Wachstum der Niere auf der Ausdehnung der vorhandenen Kanälchen, Kapseln und Gefässen.“

Kupffer[1]) fand zuerst, dass bei Schafembryonen der Ureter (Nierenkanal) als blindsackförmige Ausstülpung nicht aus der Kloake, sondern aus der Rückwand des Wolffschen Ganges hervorgeht. Diese Angabe wurde von allen spätern Autoren bestätigt. In Bezug auf die Niere scheint Kupffer zweierlei möglich, nämlich einmal, dass sich die Niere aus dem hinter dem aufsteigenden Nierenkanal gelegenen Zellenlager abgrenze und dann erst der Ureter in sie hineinwachse, oder aber, dass der um das blinde Ende des Nierenkanals von Anfang an vorhandene Hof schon die Anlage der Niere sei. Innerhalb derselben teile sich der Ureter in zwei Arme und jeder von diesen wieder in zwei. Alsdann entstünden durch direktes Zusammentreten der Zellen der mittleren Schicht der Niere solide Zellenbalken von gekrümmtem Verlauf, die die beginnende Entwicklung der Harnkanälchen andeuteten: dieselben entstünden also unabhängig von dem centralen Hohlraum, dem Nierenbecken und seinen Aesten. Bezüglich des Verlaufs des Ureter hebt Kupffer hervor, dass derselbe an seinem untern Ende eine Drehung um den Wolffschen Gang von 180° mache.

Kupffers Schüler Thayssen[2]) stellt auf Grund seiner Untersuchungen an Rind, Schaf, Katze, Kaninchen, Maus und Hühnern folgende drei Sätze über die Entwicklung der Niere auf:

1) „Dass die Sammelröhren und Verbindungskanäle oder Schaltstücke (die ausführenden Kanälchen nach Koel-

---

[1]) Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Schultzés Arch. f. micr. Anat. Bd. 1 pag. 233 Bonn 1865.

[2]) Die Entwicklung der Nieren, Centralblatt für die med. Wissenschaften 1873 Nr. 38 pag. 593.

liker) durch hohlsprossenartige Ausstülpungen vom Nierenkanalsystem (Ureterensystem) aus entstehen;

2) dass je ein Malpighisches Körperchen zugleich mit dem zugehörenden gewundenen Kanälchen und der Henleschen Schleife (die absondernden Kanälchen nach Koelliker) sich selbständig in der Nierenanlage aus einem soliden Zellenballen entwickelt und

3) dass nachdem sich in diesem Zellenballen die primäre solide Anlage des Malpighischen Körperchens von der des Kanälchen abgelöst hat, der Glomerulus mit der Ampulle zusammen aus jener hervorgeht, indem bei ihrem Weiterwachsen durch Spaltbildung die Ampulle vom Glomerulus sich abhebt."

Toldt[1]) ist der Ansicht, dass die Harnkanälchen aus den gablig geteilten hohlen Sprossen des Epithels des Nierenbeckens in Form von soliden Zellenzapfen hervorgehen, die jedoch alsbald während ihrer Verlängerung Schritt für Schritt eine Lichtung erhalten. Die Sammelröhren enden an der Rinde mit einer Verbreiterung, die nicht, wie Schweigger-Seidel behauptet, nur in einer Verdickung des innern Zellenlagers begründet ist, sondern auch thatsächlich durch eine Erweiterung des Lumens. Der Glomerulus entsteht aus dem Bindegewebe, das den halbmondförmigen Raum des Harnkanälchens von seiner Knickungslinie an erfüllt. Das wie eine Kugelschale formierte Harnkanälchen wird mit seiner äussern Wand, deren Zellen allmälig in kernhaltige Plättchen übergehen zur Bowmanschen Kapsel, mit seiner innern Wand, an der die Zellen ihre alte Form und Grösse beibehalten haben, bildet es die Umhüllungsschicht des Malpighischen Knäuels. Der Uebergang des Röhrchens in die Kugelschale rückt immer mehr vom Rande

[1]) Untersuchungen über das Wachstum der Nieren des Menschen und der Säugetiere. Sitzungsberichte der k. Akad. d. W. math. naturw. Classe 69 Bd. III. Abt. pag. 123, Wien 1874.

weg an die konvexe Oberfläche derselben und kommt endlich diametral zu der Eintrittsstelle der Blutgefässe zu liegen. Die Henleschen Schleifen entstehen durch Ausbiegung jenes Kanalstücks, welches das Ende des geraden Kanälchens mit dem Pseudoglomerulus verbindet. Anfangs sind die beiden Schenkel derselben gleich, später differieren sie im Lumen und Epithel.

Das Wachstum der Nieren im Ganzen betrachtet, lasse sich in zwei Perioden scheiden, „deren erste von ihrer Anlage bis einige Tage nach der Geburt, die zweite von da weiter sich erstreckt. Die erstere ist charakterisiert durch Bildung neuer Drüsenelemente aus den bereits vorhandenen an der Peripherie der Nierenrinde, sowie durch vorwiegende Längenzunahme und Astbildung der geraden Markkanälchen. Die zweite Periode findet ihre Charakteristik darin, dass keine neuen Röhrchen und keine Malpighischen Körperchen mehr entstehen, während das Längenwachstum neben den geraden Kanälchen vorzugsweise die gewundenen Rindenröhrchen betrifft.“ Die Sonderung von Mark- und Rindensubstanz sei schon mit der Bildung des ersten Glomerulus gegeben, derselbe bilde dann für immer den Grenzstein zwischen Mark und Rinde.

Nach Riedel[1]) verdanken die zuerst gebildeten Sammelröhren einem Ausstülpungsprozesse vom Ureterzweige aus ihre Entstehung, aber dieser Prozess höre auf, sobald aus je einem Ureterzweige die erste Generation von Sammelröhren hervorgegangen sei. Es erfolge mithin keine nachträgliche Kanalbildung vom Ureterzweige aus wie das Koelliker anzunehmen geneigt sei. Die wiederholte Teilung der Sammelröhren zwecks Produktion neuer Generationen von Sammelröhren werde stets eingeleitet durch Anlagerung eines rundlichen Zellballens an ihr peripherisches Ende, welcher die Anlage des ganzen übrigen Harnkanals

[1]) Entwicklung der Säugetierniere. Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock 1874 pag. 38.

systems, der Bowmanschen Kapsel, aller Wahrscheinlichkeit nach auch die des Glomerulus in sich berge. Der rundliche Zellballen gehe seinerseits wieder aus der Aneinanderlagerung embryonaler, an der Peripherie der Niere sich stets reproduzierender Zellen hervor. Die Produktion der Zellballen und ihre Apposition an das ampullenförmig verbreiterte Ende des Sammelrohrs dauere so lange, als das Tier überhaupt nach embryonalem Typus wachse.

Die in frühester Zeit des Embryonallebens aus dem Zellballen hervorgehenden Malpighischen Körperchen und Tubuli erreichten eine excessive Grösse; sie verkleinerten sich beim Rinde noch im Laufe des embryonalen Lebens wieder; die später gebildeten Malpighischen Körperchen und Tubuli erreichten im Laufe des embryonalen Lebens nur eine solche Grösse, wie sie beim neugeborenen Tiere gefunden würden; bei der Geburt des Rindes seien alle gleich gross. Die Bildung der Marksubstanz resp. der Papillen vollziehe sich durch eine Streckung der Sammelröhren in das Nierenbecken hinein und es sei damit zugleich eine Umformung der zuerst gebildeten Sammelröhren zu Teilen des Nierenbeckens verbunden. Die Grenzschicht des Markes entstehe bei blind, d. h. früh geborenen Tieren erst post partum. Das postembryonale Wachstum beruhe sowohl auf Vergrösserung des Durchmessers (Sammelröhren an bestimmten Stellen ausgenommen) als auf Verlängerung der vorgebildeten Elemente. Endlich falle der Uebergang vom embryonalen zum postembryonalen Entwicklungsmodus der Niere nicht mit dem Termine der Geburt des Tieres zusammen.

Max Braun[1]) machte über die Herkunft der Nierenepithelien folgende nähere Angaben. Nach ihm entwickelt sich die bleibende Niere bei Reptilien „im Anschluss an die Urniere aus unregelmässigen Sprossen des Peritoneal-

[1]) Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Würzburg Vol. IV, 1877 pag. 198.

epithels, welche wahrscheinlich zu einem soliden Zellenkörper — Nierenzellstrang — verschmelzen; in diesen dringt ein Blindsack vom hintersten Ende des Wolffschen Ganges als Harnleiter ein; dieser entsendet eine Reihe von seitlichen Sprossen, die sammelnden resp. leitenden Kanälchen der Niere; die sich mit den im Nierenzellstrang selbständig entstehenden secernierenden Kanälchen und Malpighischen Körperchen verbinden."

Loewe[1]) lässt die Harnkanälchen teils durch dichotomische Verzweigung, teils durch Abgabe von Seitenästen aus den Sammelröhren hervorgehen. Die Malpighischen Knäuel entstehen nach ihm aus verschiedenen Quellen. „Ihre Blutkörperchen entstammen den benachbarten Arteriae interlobulares. Ihre Gefässendothelien und die Membrana propria ihrer Bowmanschen Kapseln (sowie möglicherweise auch ihre ersten Blutkörperchen) sind Derivate der Braunschen Zellstränge. Letztere umgeben bei ihrem ersten Auftreten auf dem Querschnitt als halbmondförmige Zellstreifen den Grund der Schenkel der primären Ureterausbuchtungen. Sehr bald verdicken sich die Zellstränge an ihrem untersten Ende und zugleich machen sie denselben dichotomischen Teilungsprozess mit, den auch die zu Sammelröhren gewordenen Ureterausbuchtungen erleiden. Darauf lösen sich die verdickten Enden der Zellstränge in Form tropfenförmiger Zellballen ab. Anfangs hängen letztere noch durch je einen Zwischenstrang mit dem ursprünglichen Zellstreifen zusammen, sehr bald aber lösen sie sich vollständig ab und werden zu je einem Gefässknäuel eines Malpighischen Körperchens." Die Nierenglomeruli, ursprünglich nahe am Nierenbecken gelagert, sollen später an die Peripherie der Niere wandern und eine notwendige Folge der Lokomotion der Glomeruli und der sekretorischen Kanäle sei das Ent

[1]) Zur Entwicklungsgeschichte der Säugetierniere. Arch. für micr. Anatomie Bd. XVI, pag. 507. 1879.

stehen der Henle'schen Schleifen, der frühesten Bestandteile der absondernden Kanälchen, wenngleich sie zuerst noch nicht in Schleifenform auftreten. Die Tubuli contorti seien die zuletzt entstehenden Teile der Harnkanälchen.

Koelliker[1]) bleibt bei seiner früheren Behauptung stehen, derzufolge sich eine hohle Endsprosse der Ureterausbuchtung, weiter wuchernd S-förmig schlängle und so einem Harnkanälchen seine Entstehung gebe. In Bezug auf die Bildung der Glomeruli schliesst er sich an Toldt an, während er mit Riedel annimmt, dass, wenn die ductus papillares einmal angelegt sind, später keine weitern mehr erzeugt werden und dass somit, weil die anfängliche Zahl derselben viel geringer sei, als die spätere, die ersten Papillargänge bis zur zweiten oder dritten Teilung nach und nach in das Nierenbecken einbezogen werden. Dieses Aufgehen im Nierenbecken geschieht nach Koellikers Ansicht einfach durch Resorption eines Teiles des in früheren Zeiten sehr mächtigen und lockern Hilusstroma. Eine Auflösung der tiefsten Malpighischen Körperchen finde nicht statt.

In verschiedener Beziehung wesentlich anderer Ansicht ist Emery.[2]) Er lässt den Ureter nach oben wchsend in ein Nierenblastem eindringen d. h. in eine an zelligen Elementen reiche Masse embryonalen Bindegewebes, das an der medialen und dorsalen Seite des Wolffschen Körpers liegt und mit diesem zusammenhängt. Das Ende des Ureters teile sich und erzeuge die Sammelröhren, welche an ihrem äussern Ende sich gabeln und T-Form annehmen. Mit diesem Zeitpunkte beginnt die Bildung der gewundenen Kanälchen. Das jüngste Stadium derselben ist eine Gruppe radial gestellter Zellen, deren Mitte entweder hohl oder mit einer Zelle von blassem

[1]) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere Leipzig 1879 pag. 949.

[2]) Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Archives italiennes de Biologie. Turin 1883 pag. 80.

Aussehen ausgefüllt ist. Diese Blasen (vésicules rénales) werden länglich und vereinigen sich mit dem Sammelrohr, jedoch nicht vor der Bildung des Glomerulus, die an der Aussenseite der zweiten Windung des Pseudoglomerulus vor sich geht. Es entstehen somit die Harnkanälchen inklusive des Schaltstücks getrennt vom Sammelrohr. Das Cavum der Bowmanschen Kapsel existiert vor der Bildung des Gefässknäuels und entsteht nicht durch Spaltbildung.

Janosik[1]) bestreitet das Vorhandensein eines selbständigen Nierenblastems und lässt die Niere als einen aus dem hintern Teile des Urnierenganges hervorwachsenden Kanal entstehen, aus dem dann durch Sprossenbildung alle Kanälchen der Niere hervorgehen. In Bezug auf die Details des Entwicklungsganges schliesst er sich an Toldt an.

Kallay[2]) hält die bleibende Niere nach ihrer Entwicklungsweise für „ein Gebilde aus den Elementen der Hautmuskelplatte, oder jenen zelligen Elementen, welche auch das Epithel des Peritonaeum parietale bilden."

Mihálkovics[3]) ist in Betreff des Verlaufs des Nierenkanals wesentlich anderer Meinung als alle bisherigen Autoren. Nach derselben geschehe die Trennung des Wolffschen Ganges vom Nierenkanal durch Aufnahme der kurzen Allantoischenkel in die Wand des Urogenitalkanals, welchem Vorgang eine Verkürzung und Verbreiterung der ersteren vorangehe. Nach der Aufnahme sollen dann beide Gänge gesondert in den Urogenitalkanal münden, anfangs noch ganz nahe aneinander, der lateralwärts gelegene Ureter etwas

---

[1]) Histologisch embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem pag. 48. Wien 1885.

[2]) Die Niere im frühen Stadium des Embryonallebens. Mitteilungen aus dem embryologischen Institut der Universität Wien. Neue Folge, erstes Heft 1885. pag. 51.

[3]) Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift für Anat. und Histologie Bd. II. Heft 7 pag. 318. 1885.

höher als der Wolffsche Gang. In der Folge rückten dann die Einmündungsstellen der Ureteren an der hintern Wand des Urogenitalkanals immer höher, bis sie an die Grenze der spindelförmig erweiterten Harnblase, dann an deren hintere Wand gelangten. Dabei dürfe man natürlich nicht an ein actives Hinaufwandern denken, sondern einfach an eine eingeschobene Verlängerung der hintern Wand der Allantois zwischen den Einmündungsstellen beider Gänge. Auch finde eine Drehung des Ureters um den Wolffschen Gang nicht statt.

Die Literatur über die Entwicklung der bleibenden Niere ist also bereits eine recht ausgedehnte, ermangelt aber leider nicht der Widersprüche. Doch haben die zahlreichen Arbeiten wenigstens über einige Punkte befriedigende Aufschlüsse und volle Uebereinstimmung der Ansichten ergeben. Diese feststehenden Thatsachen erlaube ich mir hier zusammenzustellen, um daran die Darlegung der noch strittigen Verhältnisse anzuschliessen und dann zur Erörterung der Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen überzugehen.

Es steht folgendes fest:

1) Die erste Anlage des Systems der bleibenden Niere besteht in einem hohlen Auswuchs des Epithels des Wolffschen Ganges. Dieser hohle Epithelspross (Nierenkanal, Kupffer) entsteht am hintern caudalen Ende jenes Ganges, cranialwärts vor der Einmündung desselben in die Kloake, tritt bei Schafembryonen von etwa 8 mm Länge aus der dorsalen Wand des Wolffschen Ganges hervor, biegt sich rechtwinklig um, wendet sich cranialwärts und wächst innerhalb einer dichten Zellenmasse, die zwischen dem Wolffschen Körper und der Aorta gelegen ist, weiter vor.

2) Das blinde Ende dieses Nierenkanals erweitert sich etwas und erscheint dann von einem Hofe von Zellen umgeben, die ausserhalb der eigenen Epithelbekleidung des Kanals gelegen sind und durch Färbung und Ordnung als

zu demselben gehörig sich erweisen. Diesen Zellenhof hat man als Nierenblastem anzusehen.

3) Der Nierenkanal stellt die Anlage des Ureters und seiner Verzweigungen (Kelche, ductus papillares, Sammelröhren) dar.

4) Diese Verzweigungen gehen als hohle Sprossen aus dem blinden Ende des Nierenkanals hervor und verteilen sich innerhalb des Nierenblastems, das als Hof dieses Ende umgiebt.

Soweit reicht die Uebereinstimmung der Autoren.

Zweifelhaft dagegen bleiben folgende Punkte:

1) Die Herkunft des Nierenblastems. Es sind drei Möglichkeiten vorhanden

a) das Blastem stammt vom Epithel des Nierenkanals selbst;

b) es gliedert sich ab aus dem dichten Zellmaterial, das den Nierenkanal umgiebt und das schon vor dem Auftreten dieses Kanals vorhanden war;

c) es sprosst secundär aus dem Cölomepithel hervor.

Zweifelhaft bleibt ferner

2) die Entstehung der Malpighischen Körperchen und der gewundenen Kanäle der Niere bis zu den Sammelröhren. Es ist namentlich unentschieden, ob die Malpighischen Körper und gewundenen Kanäle getrennt vom System des Nierenkanals im Blastem entstehen und sich secundär damit vereinigen, wie die Urnierenbläschen gesondert entstehen und erst secundär mit dem Wolffschen Gange sich in Verbindung setzen, oder ob aus den freien Enden der Verzweigungen des Nierenkanals Sprossen hervorgehen, die den gewundenen Kanälen allein oder in Verbindung mit den Ampullen die Entstehung geben.

Um diese noch strittigen Fragen der Entscheidung näher zu bringen, unternahm ich auf Aufforderung von Prof. Kupffer im hiesigen histiologischen Laboratorium meine Untersuchungen, die sich ausschliesslich auf Schafembryonen erstreckten und die ich im folgenden Abschnitte zu erläutern versuchen werde.

II.

Eigene Untersuchungen.

Technik.

Die möglichst frischen Embryonen wurden entweder mit Chromsäure oder mit Sublimat gehärtet. Im erstern Falle kamen sie je nach der Grösse auf 24 bis 48 Stunden in eine $^1/_3$ % wässerige Chromsäure-Lösung, wurden dann $^1/_2$ bis 1 Tag lang in fliessendem Wasser ausgewaschen und dann allmälig mit 50, 70, 90% Alkohol je 24 Stunden nachgehärtet. Im zweiten Falle kamen sie auf $^1/_2$—$1^1/_2$ Stunde in eine konzentrierte wässerige Sublimatlösung, wurden ebenso lange Zeit mit destilliertem Wasser ausgewaschen und dann mit 70% und 90% Alkohol nachgehärtet. Vor dem Mikrotomieren wurden die zu schneidenden Embryonen resp. Stücke derselben in Paraffin eingeschlossen und verfuhr ich dabei nach der von Bütschli angegebenen Methode. Die Objekte kamen in absoluten Alkohol, Chloroform, Chloroform-Paraffin zu gleichen Teilen und reines Paraffin nacheinander, um in diesem in der üblichen Weise eingeschlossen zu werden. Die gewonnenen Schnitte wurden auf dem Objektträger mit Eiweiss-Glycerin befestigt und mit Saffranin gefärbt, falls sie nicht schon vorher mit wässeriger Borax-Carmin-Lösung (3 gr. Carmin, 8 gr. Borax und 130 gr. Wasser) gefärbt worden waren. Sämtliche Schnitte wurden in Xylol-Canada-Balsam eingeschlossen.

Beschreibung der Präparate.

Schafembryo von 7 mm. Länge. Diese Längenangabe bezieht sich auf die Gerade zwischen der Nackenkrümmung und dem Scheitelpunkt des gebogenen Hinterendes; die Schnittrichtung fiel ziemlich senkrecht auf die Axe des Hinterendes. Es lag eine continuirliche Schnittserie vor, die zwischen der Einmündung des Wolffschen Ganges in die Kloake und dem caudalen (distalen) Ende der Urniere 46 Schnitte ergab. Die Wolffschen Gänge münden in die dorsale Wand der Kloake, nirgends auf dieser ganzen Strecke ist die Spur einer Ausstülpung oder Wucherung im Epithel des Wolffschen Ganges zu bemerken und ebenso zeigt sich nirgends in dem gleichartigen Zellenlager, durch welches die Wolffschen Gänge verlaufen, irgend eine Andeutung von Abgrenzung einer bestimmten Zellengruppe, die als Anlage eines Nierenblastems aufgefasst werden könnte. Ebenso wenig ist in irgend einem Schnitt etwas zu sehen, was darauf deutete, dass das Cölom Epithelsprossen entwickelt, die in jenes Zellenlager etwa hinein reichen. Ich darf also mit voller Sicherheit sagen, dass in diesem Stadium noch gar keine Anlage des Systems der bleibenden Niere vorhanden ist.

Schafembryo von 8 mm Länge. Der Nierenkanal ist bereits in ziemlicher Strecke vorhanden, er entspringt aus der dorsalen Seite des Wolffschen Ganges. Die Ursprungsstelle ist auf der einen Seite des Embryo nicht genau an der dorsalen Wand gelegen, sondern reicht ein wenig gegen die mediale Seite. Die Richtung des Schnittes, der die Communikationsstelle enthält, fällt nicht genau quer zur Axe des Embryo, sondern der Art, dass der Nierenkanal fast in seiner ganzen Länge innerhalb der Schnittebene liegt, so dass seine Ausdehnung mit dem Mikrometer gemessen werden konnte. Sie beträgt 0,4 mm. Der Kanal hat in

dieser Länge fast gleiche Breite, nur sein blindes proximal gerichtetes Ende erweitert sich ein wenig. Zunächst der Einmündungsstelle in den Wolffschen Gang zeigt sich kein deutlicher Hof, im übrigen aber ist das Epithel des Kanals von einem intensiv gefärbten Lager dicht gedrängter Zellen umgeben, welche Erscheinung besonders scharf am blinden Ende hervortritt. Man kann also hier bereits von einem zur Nierenanlage gehörigen Zellenlager sprechen, das ausserhalb des Epithels gelegen und als Nierenblastem bezeichnet werden mag. Es tritt um so schärfer hervor als zwischen demselben und der Aorta eine sehr lockere Zellmasse vorhanden ist, die sich ebenso locker zwischen die Nierenanlagen beider Seiten hineinschiebt. Im allgemeinen setzt sich das Epithel des Nierenkanals von diesem Blastem deutlich ab. Am distalen Ende des Kanals ist einfaches Cylinderepithel, dessen Kerne in einfacher Reihe nebeneinander stehen. Etwa in der Mitte der Länge des Kanals wird der Bau des Epithels komplizierter, die Kerne stehen in Doppelreihen am blinden Ende in 3—4facher Lage und hier schwindet die Grenze des Epithels gegen das Blastem, die gegen den Wolffschen Gang zu durch eine Basalmembran ausgeprägt ist.

Schafembryo von 9 mm Länge. In diesem Stadium sind keine wesentlichen Veränderungen im Vergleich zu dem vorigen eingetreten. Die Einmündungsstelle des Nierenkanals in den Wolffschen Gang findet sich genau an der dorsalen Wand des letzteren Der distale Abschnitt zeigt einfaches Cylinderepithel, das durch eine Basalmembran von der Umgebung scharf geschieden ist, ein dichter, lebhafter gefärbter Zellhof umgibt das proximale Ende. Hier fehlt die Basalmembran, eine Grenze zwischen dem Epithel und dem Blastem ist nicht vorhanden.

Schafembryo von 10 mm Länge. Im Vergleich mit dem zuletzt beschriebenen Stadium sind wesentliche Ver-

änderungen eingetreten. Die Anlage der bleibenden Niere zerfällt in zwei scharf gesonderte Abschnitte, nämlich einmal in den engen Ureter, der jetzt in die laterale Wand des Wolffschen Ganges sich einsenkt und mit seinem Epithel gemessen 0,02 mm Durchmesser zeigt und in die scharf abgesetzte Anlage der Drüse selbst. In dieser letztern ist folgendes zu unterscheiden.

1) Das im Querschnitt elliptische Blastem,

2) eine Hülle', die das Blastem von der Umgebung abgrenzt und

3) die Anlage des Beckens und seiner Verzweigungen im Centrum des Blastems.

Die Hülle besteht aus faserartig verlängerten Zellen, die in konzentrischen Zügen das Blastem umgreifen und besonders an der äussern Seite zu erkennen sind. Indessen trennen auch Faserzüge die Drüsenanlage medialwärts von der Aorta. Das Blastem besteht aus dicht gedrängten, rundlichen Zellen, zwischen welche aber auch zackige und zwar besonders intensiv gefärbte eingesprengt sind. Im Innern befindet sich der vergleichsweise weite, bereits verzweigte proximale Abschnitt des Nierenkanals, d. h. die Anlage des Beckens und der Kelche. Das Becken misst mit seinem Epithel im Durchmesser 0,05 mm. und teilt sich in drei blinde Aeste. Das Epithel erscheint als geschichtetes Cylinderepithel mit 2—3 Reihen von Kernen und weist mit Ausnahme der blinden Enden eine Basalmembran auf. In diesen blinden Enden tritt aber wiederum die Erscheinung entgegen, von der schon oben die Rede war; die Basalmembran schwindet und die Grenze des Epithels gegen das Blastem verwischt sich.

Die bisherigen Erfahrungen, die an Schnitten durch Embryonen von 8—10 mm. Länge gewonnen wurden, berechtigen bereits zu einer Erörterung der Frage nach dem Verhältnis des Epithels des Nierenkanals zum sogenannten Nierenblastem, d. h. also dem Zellenlager, das das blinde

Ende dieses Kanals vor seiner Verzweigung und späterhin das proximale verzweigte Ende umschliesst. Die Frage ist von prinzipieller Bedeutung, nachdem in keinem Schnitte eine Andeutung jenes Vorganges zu sehen gewesen war, auf den M. Braun[1]) seine Ansicht über die Herkunft des Nierenblastems stützt, nämlich des Vorganges von Wucherungen aus dem Peritonealepithel oder aus dem Cölomepithel kann die Entscheidung über die Herkunft des fraglichen Blastems nur zwischen den zwei Annahmen schwanken: entweder stammen die Zellen, die den Hof bilden, aus dem Epithel des Kanals selbst, oder aus den bisher indifferenten Mesodermzellen, durch welche hindurch das Wachstum des Kanals in proximaler Richtung vorschreitet. Eine völlige Abschliessung dieser Frage ist natürlich schwer, allein es ergeben sich doch verschiedene Momente, die mit grosser Wahrscheinlichkeit darauf schliessen lassen, dass die gesamte Anlage der bleibenden Niere exclusive der Kapsel, der Gefässe etc. aus ein und derselben Quelle, nämlich aus dem Epithel des Wolffschen Ganges und in zweiter Instanz des Nierenkanals stammt. Darauf deutet einmal der Umstand, dass an dem blinden Ende die Grenze des Epithels gegen die nächst umgebenden Zellenmassen sich verliert, das Epithel wird mehrschichtig, die Kerne stehen in verschiedenen unregelmässigen Reihen, ein basaler Saum, als Ausdruck einer Basalmembran fehlt, der Form nach gibt es zwischen den Epithelzellen, die die Lichtung zunächst umgrenzen und den rundlichen Zellen des Nierenblastems kontinuierliche Uebergänge. Ein weiterer Umstand, der in demselben Sinne gedeutet werden darf, zeigt sich darin, dass man sowohl an dem ungeteilten Ende des Nierenkanals, wie an den blinden Enden der aus der Teilung desselben hervorgegangenen Kelche die umgebende Zellmasse konzen-

[1]) Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zool. Inst. z. Würzburg Vol. IV. 1877 pag. 178.

trisch geschichtet findet. Die dem Epithel nächste Schicht, der Dicke nach etwa 3—4 Zellenlagen stark schliesst sich in ihrer Tinktionsfähigkeit den Epithelzellen nahe an, die folgenden Lagen erscheinen successive blasser gefärbt und locker gelagert. (Vergleiche Fig. 1, 2, 3). Man darf sich demnach die Vorstellung machen, dass das Epithel des Kanals in lebhafter Proliferation begriffen ist und ein Teil der daraus hervorgehenden Elemente aus dem Verbande der Epithelzellen ausgeschaltet wird, ähnlich wie die Elemente des Mesoderms aus dem Epithel der Primitivrinne hervorgehen an den Keimscheiben von Vögeln und Säugetieren. Jedenfalls lässt sich der Satz nicht strikte aufstellen und verfechten, dass das Nierenblastem unabhängig von diesem Epithel sich bilde und vermehre, aber ebensowenig wäre es gerechtfertigt den Ausspruch zu thun, die Zellen des Nierenblastems seien ausschliesslich epithelialer Herkunft, man wird sich damit begnügen müssen, das Epithel als eine der Quellen hinzustellen, aus denen das Nierenblastem entsteht.

Schafembryo von 13 mm. Länge. Der Ureter mündet in die laterale Wand des Wolffschen Ganges und schlägt dann in seinem proximalen Verlauf, ehe er sich direkt cranialwärts wendet, einen Bogen, dessen Scheitel lateral- und caudalwärts gerichtet ist, der Art, dass diejenigen Querschnitte, die caudalwärts von der Ebene liegen, innerhalb welcher die Vereinigung beider Gänge erfolgt, den Ureter zweimal treffen. Der Scheitelpunkt liegt beträchtlich caudalwärts von dem des Zusammenflusses. Die Verlaufsrichtung des Ureter gegen die Niere ist dann eine derartige, dass man den Querschnitt des Ganges hinter dem Cölom an der medialen Seite der Art. iliacae trifft. Die Anschnitte der Nierenanlage erscheinen früher als die der Urniere und der Querschnitt des Ureter liegt dann ventralwärts von der Niere. Der Eintritt in die Niere erfolgt ungefähr in der Mitte ihrer

Länge und zwar von der ventralen Seite her. Das Centrum der Nierenanlage nimmt das weite Becken ein, das sich der Hauptsache nach in einen aufsteigenden und einen absteigenden Schenkel teilt, von denen dann mehrere Hohlsprossen in das Nierenblastem nach verschiedenen Richtungen hin ausstrahlen. In diesen Sprossen nun ist die oben erwähnte Erscheinung besonders deutlich zu beobachten, dass das Epithel derselben am blinden Grunde die Grenzen gegen das Blastem einbüsst. Man kann stellenweise geradezu ein Ausstrahlen von Epithelzellen in das Blastem hinein beobachten.

Ich übergehe die Beschreibung der Schnittserien aus den nächstfolgenden Stadien 15 und 16 mm. des Embryo. Der Ureter mündet noch von der lateralen Seite her in den Wolffschen Gang, die Einmündungsstelle ist aber so weit distalwärts an dem Wolffschen Gange vorgerückt, dass sie sich der Vereinigung des letzteren mit dem Sinus urogenitalis nähert. Die Niere ist gewachsen, die Ramifikationen des Nierenbeckens haben beträchtlich zugenommen, die blinden Enden der hohlen Sprossen verhalten sich wie früher. Anlagen des Harnkanalsystems resp. der Ampullen sind noch nicht wahrzunehmen. Die erste Andeutung dieser Bildungen sehe ich in einem Embryo von 16 mm Länge. Deutlich erscheinen dieselben erst in dem nächsten zu beschreibenden Stadium.

Schafembryo von 18 mm. Länge. Die Nieren wurden in Querschnitte zerlegt. Man sieht die aus dem Becken hervorgehenden Sprossen als hohle Kanäle in radiärer Richtung verlaufend; ihre blinden Enden erweitern sich in der Nähe der Kapsel und teilen sich dann T-förmig. (Siehe Fig. 4 S. Es sind die Sammelröhren der ausgebildeten Niere, die hier vorliegen). Getrennt von diesen Anlagen erscheinen in den Winkeln, welche die horizontalen Schenkel des T gegen den vertikalen bilden, neue Anlagen und zwar,

wie ich mit voller Sicherheit sagen kann, zunächst diejenigen der Ampullen oder Bowmanschen Kapseln. In ihrer ersten Anlage stellen sie einen rundlich abgegrenzten Zellhaufen dar. Darauf nehmen die Zellen dieses Haufens radiäre Ordnung an und das Centrum wird hell. Es tritt eine Lichtung darin auf und im weitern Verlaufe erscheinen Blasen (Fig. 4 A) mit regelmässig gebildeter epithelialer Wand. Die Blasen ändern sich dann weiterhin in dem Sinne, dass ihre Wand auf der einen Seite sich verdickt; stets ist es diejenige Wand, die dem vertikalen Schenkel des T entfernt liegt. Die Verdickung erfolgt dadurch, dass das Epithel mehrschichtig wird, während man an der entgegengesetzten dem Stamme des Sammelrohrs zugewendeten Wand stets einschichtiges Cylinderepithel wahrnimmt. Der weitere Verlauf dieses Prozesses vollzieht sich dann der Art, dass die verdickte Wand sich gegen die Höhle der Blase einsenkt und so die sphärische Anlage allmälig in Sichelform übergeführt wird. An der konkaven Seite dieser Sichel erscheint dann ausserhalb der verdickten Wand eine neue rundliche Zellengruppe in wenn auch unbestimmter Abgrenzung von der Umgebung, die Anlage des Glomerulus.

Nachdem diese Verhältnisse mit aller nur wünschenswerten Sicherheit erkannt waren, konzentrierte sich das Interesse auf die Frage, ob der noch fehlende Teil des Nierenparenchyms die Verbindung zwischen den T-förmig sich teilenden Sammelröhren und den isolierten Anlagen der Ampullen herzustellen bestimmt ist, mit andern Worten, ob die Harnkanäle aus den Ampullen oder den Sammelröhren hervorgehen, oder endlich ob beide gesonderten Anlagen hiebei zusammenwirken. Diese Frage liess sich bereits bei Schafembryonen von 20 mm. Länge entscheiden.

Schafembryo von 20 mm. Länge. Das Bild, das Querschnitte durch die Niere bieten, ist im Grossen und Ganzen von dem eben geschilderten nicht auffallend verschieden.

Untersucht man aber eingehender die Anlagen der Ampullen, so trifft man mehrere, in denen ein hervorkeimender hohler Spross wahrzunehmen ist. (Fig. 6 u. 7 A). Der Spross entwickelt sich von derjenigen Seite der Ampulle, die der Oberfläche der Niere und zugleich dem blinden Ende des zugehörigen horizontalen Schenkels des T zugekehrt ist. An den blinden Enden des T ist nichts wahrzunehmen, was auf ein Entgegenwachsen deutete. Aber dieselbe Entwicklungsstufe des Schafembryo gestattet die neu auftretende Erscheinung bereits in weiterer Ausbildung wahrzunehmen. Der aus der Ampulle hervorgehende hohle Spross wächst geknickt bis zu dem blinden Ende des T vor, die Vereinigung erfolgt und beide hohlen Anlagen eröffnen sich in einander. Die Ampullen werden mit je dem nächsten Punkt des Systems der Sammelröhren in Verbindung gesetzt und diese zunächst kurzen Stücke representieren die gesamte Anlage der Harnkanäle, vom gewundenen Kanal erster Ordnung bis zu dem zweiter Ordnung inclusive. Die Gestaltung dieses Verbindungsgliedes in seiner ersten Anlage zeigen die Fig. 6 und 7 H. Man sieht hieraus, dass der Harnkanal von der peripheren Seite der Ampulle ausgeht, dort wo die verdickte eingesenkte Wand an die dünne konvexe stösst. Dieses kurze Verbindungsstück H verläuft von der Ampulle aus zunächst in scharfer Knickung gegen die Kehle der Sichel, d. h. gegen die Stelle, wo die Anlage des Glomerulus G aufzutreten beginnt, erfährt dann eine zweite scharfe Knickung und verläuft gestreckt peripher, um fast rechtwinklig in den horizontalen Schenkel des T einzumünden.

Es bleiben noch verschiedene Fragen über die weitere Entwicklung des Organs zu erledigen, insbesondere diejenige, die sich auf die fortschreitende Teilung des Systems der

Sammelröhren bezieht; dann die Frage nach der weitern Differenzierung dieser ersten einfachen Anlagen des Systems der Harnkanäle, sowie die Verhältnisse, die zur Bildung der Papillen und Kelche führen, indessen meine persönliche Lage drängt zu vorläufigem Abschluss der Untersuchungen und zur Mitteilung der bisher erreichten Ergebnisse. Indem ich mich auf dasjenige beschränke, was ich mit voller Sicherheit habe feststellen können, fasse ich dasselbe in die nachfolgenden Sätze zusammen.

1) Der Nierenkanal entwickelt sich aus der hintern medialen Wand des Wolffschen Ganges.

2) Die Stelle des Zusammenmündens beider Kanäle verlagert sich im weitern Fortgange der Entwicklung der Art, dass dieselbe im Bogen um die hintere Wand gegen die laterale des Wolffschen Ganges rückt. Die Ursache dieser Verlagerung ausser Acht lassend, da sie wohl nicht zu ermitteln wäre, kann man die Veränderung in der Weise ausdrücken, dass man sagt, es erfahre der Wolffsche Gang in dieser Gegend eine Drehung von etwa 180° um seine Axe.

3) Das in den Wolffschen Gang einmündende distale Ende des Nierenkanals (Ureter) rückt allmälig an dem Wolffschen Gang distalwärts gegen den Sinus urogenitalis. Die Vereinigung mit der Allantois habe ich nicht beobachtet.

4) Das blinde proximalwärts wachsende Ende des Nierenkanals umgibt sich mit einem Zellenhof (Blastem der Niere), an dessen Bildung das Epithel des Kanals beteiligt ist.

5) Nach der Ausbildung des Blastems der Niere, in dem sehr bald die Anlage der Nierenkapsel zu sehen ist, gliedert sich der Nierenkanal in den engen Ureter und das weite im Centrum der Nierenanlage gelegene Becken.

6) Aus dem Becken entwickeln sich hohle Epithelsprossen radiär gegen die Oberfläche der Nierenanlage und teilen sich T-förmig — System der Sammelröhren und ductus papillares.

7) Hievon gesondert entstehen die Ampullen.

8) Aus den Ampullen wachsen die Harnkanäle hervor und verbinden sich als zunächst kurze C förmig gebogene Kanäle mit den blinden Enden des Systems der Sammelröhren. Zu dem Zeitpunkt, wo die Vereinigung der Ampullen mit den Sammelröhren durch die kurzen Harnkanäle beginnt, (Schafembryo von 18 mm), sind Blutgefässe in der Niere noch nicht zu sehen, gleichwohl grenzen sich bereits Zellhaufen ab, die der Lage nach den spätern Glomerulis den Malpighischen Körpern entsprechen.

In Bezug auf die gesonderte Anlage der Ampullen, stimmen meine Ergebnisse mit den Untersuchungen von Kupfer, Thayssen, Riedel, Max Braun und Emery überein, die sämtlich sich dahin ausgesprochen hatten, dass eine Diskontinuität in der Bildung dieser Teile bestehe, dass die Ampullen mit einem nicht genauer zu bestimmenden Teile der Harnkanäle gesondert von denjenigen Bildungen auftreten, die aus dem Ureterensystem ihren Ursprung nehmen. Insbesondere schliessen sich die Resultate meiner Arbeit an die von Emery an. Die Bildung der Harnkanäle aus der Ampulle anlangend bin ich indessen zu genaueren Aufschlüssen gelangt, als dieser Forscher, indem es mir wiederholt gelungen ist, Schnitte zu erhalten, die die Verbindung der Ampulle mit dem T-förmigen Sammelrohr in der elementaren Klarheit zeigen, wie es meine Fig. 6 und 7, H darstellen. Es erscheint kaum nötig besonders hervorzuheben, dass ich die Angabe der nachträglichen Vereinigung der aus der Ampulle hervorgehenden Harnkanäle mit dem System der Sammelröhren nicht auf die Verhältnisse an einzelnen Schnitten stütze, sondern stets kontinuierliche Schnittserien eingehend geprüft habe.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Gezeichnet bei Hartnack, System 4, Ocular 3, ausgezogener Tubus.

Nierenkanal der Länge nach durchschnitten von einem Schafembryo von 8 mm. Länge. W. Wolffscher Gang quer getroffen. Nc. Nierenkanal ausgehend aus dem hintern Teile der medialen Wand des Wolffschen Ganges. Nb. Nierenblastem als intensiv gefärbter Hof das blinde Ende des Kanals umgebend.

Fig. 2. Gezeichnet bei Hartnack, System 8, Ocular 3, ausgezogener Tubus. Schafembryo von 9 mm. Länge.

Blindes Ende des Nierenkanals. Die Lichtung des Kanals wird umgeben von Cylinderepithel, dessen Kerne unregelmässig in 2—3 Reihen stehen. Dem blinden Ende entsprechend verliert sich die Basalmembran, jede Grenze des Epithels gegen die Zellen des Hofes verschwindet und letztere erscheinen wie aus dem Epithel hervorgedrängt. Nc. Nierenkanal, Nb. Nierenblastem, C langfaserige Zellen der Kapsel.

Fig. 3. Gezeichnet bei Hartnack, System 8, Ocular 3, ausgezogener Tubus. Schafembryo von 9 mm. Länge.

Blindes Ende des Nierenkanals. Es fehlt jede Grenze zwischen dem das Lumen des Kanals zunächst umgebenden Epithel und den weiter auswärts liegenden Zellen des Hofes resp. des Nierenblastems. Diese erscheinen rundlich polygonal und insoferne annähernd konzentrisch geschichtet, als die dem Epithel nächsten dunkler, die entfernteren heller tingiert sind. Innerhalb dieses Zellenlagers sind mehrere Mitosen zu sehen.

Fig. 4. Gezeichnet bei Hartnack, System 4, Ocular 3. Schafembryo von 20 mm Länge. Querschnitt durch die bleibende Niere. Man sieht im Zentrum den Querschnitt des Beckens B an der Peripherie Anschnitte und Durch-

schnitte von lebhaft in Teilung begriffenen Sammelröhren S. Die jüngsten Teilsprossen divergieren der Art, dass sie sich zu dem Sammelrohr, von dem sie ausgehen, wie der horizontale Schenkel eines T zum vertikalen verhalten. In den Winkeln, die von dem horizontalen und vertikalen Schenkel des T gebildet werden, liegen die Anlagen der Ampullen und Glomeruli.

Fig. 5. Gezeichnet bei Hartnack, System 8, Ocular 3, ausgezogener Tubus.

Teilung eines Sammelrohrs an seinem Ende in zwei zu einander diametral entgegengesetzt verlaufende Arme. An den vorwachsenden Enden der Aeste fehlt wiederum die Basalmembran und somit jede Abgrenzung des Epithels von der Umgebung. Innerhalb dieses Epithels sind Mitosen zu sehen.

Fig. 6. Gezeichnet bei Hartnack, System 4, Ocular 3, ausgezogener Tubus. Querschnitt durch die Niere eines Schafembryo von 20 mm. Länge.

B Becken, C Kapsel, S Sammelröhre sich T-förmig teilend. A Anlage einer Ampulle, die mit dem Sammelrohr noch nicht Zusammenhang hat, wie sich mit voller Sicherheit aus der Verfolgung dieses Objectes in den regelmässig aufeinander folgenden Schnitten der Serie bestimmen liess. Diese Ampulle treibt aber bereits einen konischen hohlen Fortsatz hervor, die Anlage eines Harnkanals. A^1 Anlage einer zweiten Ampulle, weiter entwickelt als die erste; denn diese Anlage steht bereits durch einen kurzen Kanal, der von dem obern Ende der sichelförmigen Anlage ausgeht, mit dem einen Schenkel des T in Zusammenhang.

Fig. 7. Dasselbe Objekt stärker vergrössert. Gezeichnet bei Hartnack, System 8, Ocular 3, ausgezogener Tubus.

S T-förmig geteiltes Sammelrohr. A isolierte Anlage einer Ampulle von Cylinderepithel ausgekleidet, an dem hin und her Mitosen zu sehen sind. Vom peripheren d. h.

gegen die Oberfläche der Niere gerichteten Ende dieser Anlage ein stumpfer gleichfalls hohler Fortsatz hervorwachsend. A' sichelförmige Ampulle in weiterer Entwicklung, die Anlage des Harnkanals H mit dem T des Sammelrohrs bereits in offener Communikation. Das Epithel dieser Ampulle ist an der gegen die Höhle eingestülpten konkaven Wand der Sichel mehrfach geschichtet. G. Zellen, die die Anlage des Glomerulus repräsentieren.

Indem ich hiemit schliesse, möchte ich mich noch der sehr angenehmen Pflicht entledigen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Kupffer für die mir bei dieser Arbeit in freundlichster Weise gewährte Unterstützung meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Fig. 1.

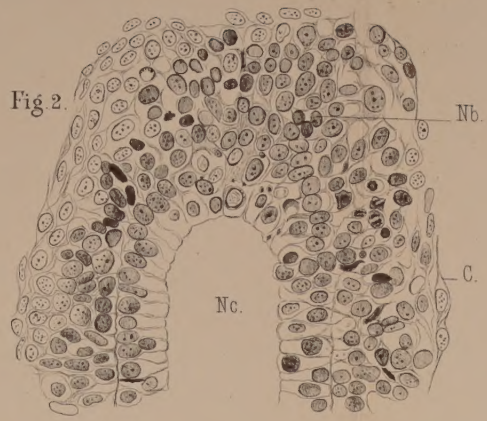

Fig. 2.

Fig. 3.

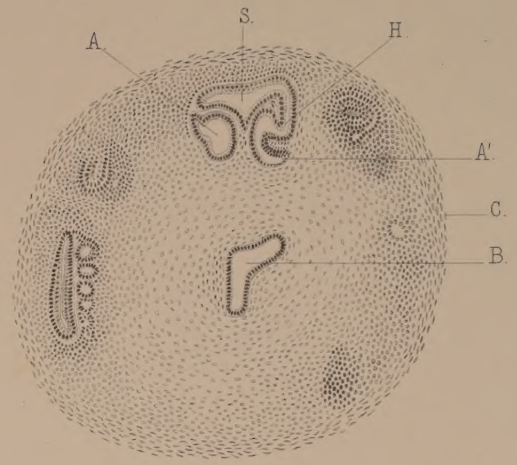

Fig. 6.

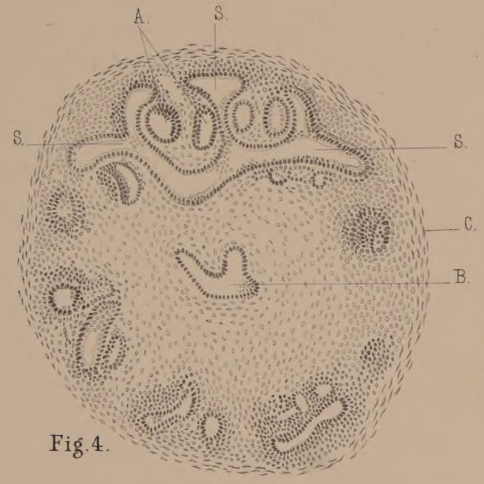

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 7.

C. Krapf gez. u. lithogr.

Lith. Anst. v. Carl Leykum m. München.